

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy

Ústav pro životní prostředí



INDUSTRIÁLNÍ MELANISMUS V KONTEXTU REFLEKTANCE

ULTRAFIALOVÉHO ZÁŘENÍ

INDUSTRIAL MELANISM IN THE CONTEXT OF ULTRAVIOLET

REFLECTANCE

Bakalářská práce

DAVID STELLA

Praha 2010

Vedoucí bakalářské práce: Mgr. Karel Kleisner, Ph.D.

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracoval samostatně za pomoci vedoucího práce a s použitím citované literatury uvedené v přehledu použité literatury.

V Praze dne 3.6.2010

David Stella

Tímto bych chtěl poděkovat Mgr. Karlu Kleisnerovi, Ph.D., za vedení při tvorbě bakalářské práce a za velmi obsažné konzultování daného tématu. Dále chci také poděkovat své přítelkyni a celé rodině za podporu a pomoc během celého studia i psaní bakalářské práce.

## Abstrakt

Práce se věnuje tématu industriálního melanismu. Cílem práce je shrnutí prací věnovaných tomuto fenoménu. První zmínky o industriálním melanismu se vyskytly již koncem 19. století v Anglii. Během více než 100 let se objevuje řada různých teorií a hypotéz. Úvodem je představena základní teorie industriálního melanismu v kontextu celkové změny životního prostředí během posledních tří set let. Dále práce předkládá historický vývoj teorie industriálního melanismu a současné alternativní hypotézy. Práce se významně dotýká i tématu biologické role UV reflektance v kontextu industriálního melanismu.

Klíčová slova: industriální melanismus, industrializace, UV reflektance, bioindikátory, kryptické zbarvení, predace, *Biston betularia*.

## Abstract

This work focuses on the topic known as industrial melanism. The main aim of this thesis is to summarize the knowledge published on this topic. The first mentions about industrial melanism appeared in England in the end of 19<sup>th</sup> century. Many different hypotheses emerged during the last one hundred years. The work starts with introduction of the fundamental theory of industrial melanism in the context of environmental change during last three hundred years. Furthermore, the historical development of ideas on industrial melanism is given and contemporary hypotheses are discussed. Significantly, work deals with the biological role of UV reflectance in the context of industrial melanism.

Keywords: Industrial melanism, industrialization, UV reflectance, bioindicators, cryptic coloration, predation, *Biston betularia*.

## **Obsah**

1. Úvod.....	6
2. Industriální melanismus.....	7
2.1. Změna stavu životního prostředí.....	10
2.2. Místa výskytu a početnost melanických forem.....	11
2.3. Historie výzkumu industriálního melanismu.....	15
2.4. Drsnokřídlec březový ( <i>Biston betularia</i> , Linnaeus 1758).....	19
2.5. Kritika a alternativní hypotézy.....	20
3. Ultrafialové záření v kontextu industriálního melanismu.....	23
3.1. Metodika fotografování v UV spektru.....	25
4. Diskuze a závěr.....	27
5. Literatura.....	29

## **1. Úvod**

Industriální melanismus náleží mezi biologické jevy, jež byly za posledních dvě stě let hojně studovány. Fenomén industriálního melanismu blízce souvisí s průběhem industrializace v západních zemích, kde od poloviny 19. st. vznikaly obrovské průmyslové oblasti, které začaly silně znečišťovat životní prostředí.

Industriální melanismus byl v detailu studován na nočním motýlovi – drsnokřídleci březovém (*Biston betularia*). Drsnokřídlec březový má původně bílošedou barvu. Díky těmto mimikrám je schopen se velmi snadno ukrývat na světle zbarvených kůrách stromů a lišejníků. Český i latinský název tohoto motýla – drsnokřídlec březový (*Biston betularia*) – přesně popisuje, na kterých stromech se tento motýl vyskytuje. Během industriální revoluce většina lišejníků v důsledku znečištění ovzduší vymizela a kůra stromů vlivem všudypřítomných sazí ztmavla. Z tohoto důvodu se stala světlá forma drsnokřídlece březového (*Biston betularia*) velice snadnou a nápadnou potravou. Ve znečištěných oblastech téměř vymřela. Ve stejnou dobu se objevila černá forma tohoto motýla, která se mohla snadno skrývat na tmavých stromech. Termínem *industriální melanismus* tedy nazýváme částečné nebo úplné ztmavnutí organismu vlivem odlišné selekce v populaci kvůli znečištěnému životnímu prostředí.

## **2. Industriální melanismus**

Případ nočního motýla *Biston betularia* (obr. 1) je klasickým příkladem působení přírodního výběru zvýhodňujícího extrémní fenotyp. Ještě před industriální revolucí se v Anglii (nejspíš i v jiných lokalitách Evropy) vyskytoval drsnokřídlec březový (*Biston betularia*) výlučně ve světlé formě – forma *typica* (Tutt 1896, Majerus 1998). Tento motýl má světlé tělo s černými skvrnami na křídlech. Během dne jedinci drsnokřídlece většinou přecházejí na světlé zbarvené kůře stromu nebo na světlých lišejnících, kde jsou před predátory chráněni svým kryptickým zbarvením. Hlavními predátory těchto motýlů jsou převážně hmyzožraví ptáci (Kettlewell 1976). Bylo možné najít několik černých jedinců – forma *carbonaria* (Tutt 1896), ale jejich výskyt byl velmi vzácný. Nízká početnost těchto černých jedinců byla způsobena špatným maskováním na kůře stromů. Přesto v průběhu 19. století počet těchto černě zbarvených motýlů rapidně vzrostl, pravděpodobně nepřímo vlivem znečištění ovzduší, hlavně kvůli emisím SO<sub>2</sub> a znečištění kouřem (Cook 1999, internet 2). Světlá kůra bříz a jiných stromů s podobně zbarvenou kůrou začala tmavnout, působením sazí z všude přítomných továren. Lišejníky, významné bioindikátory životního prostředí (Kalina & Váňa 2005), postupně odumíraly. Samozřejmě je nutné vzít v potaz, že před 200 lety se biologické výzkumy svým datovým rozsahem značně lišili od těch současných. Je tedy výrazně více záznamů o snižování počtu formy *carbonaria* než o jejím zvyšování. Podrobné průzkumy, zabývající se celými oblastmi, byly provedeny celkem třikrát – v roce 1956, 1996 a poslední v roce 2003 (Kettlewell 1956, Grant 1966, Cook 2003). Dále proběhlo několik výzkumů, které se zaměřovaly na konkrétní lokality (Cook 1999). Většina autorů píše převážně o oblasti Anglie - region mezi Londýnem a Manchesterem (Kettlewell 1976, Cook 1999, Majerus 1998). *Industriální melanismus* byl ovšem zaznamenán i v jiných částech Evropy – v Nizozemí, Finsku a velice pravděpodobně i u nás (Brakefield 1990, Majerus 1998, Brakefield & Liebert 2000). Motýli *Biston betularia* forma *carbonaria* se díky svému černému zbarvení stali pro hmyzožravé ptáky velmi špatně viditelnými na tmavých znečištěných površích. Na druhé straně motýli *Biston betularia* forma *typica* byli velmi silně loveni a ve znečištěných oblastech téměř vymizeli (Majerus 1998). Převážná část černých forem *Biston betularia* se vyskytovala ve městech a blízko nich, zatímco forma světlá se častěji vyskytovala na venkově a v neznečištěných oblastech. V roce 1848 tvořila tmavě zbarvená forma 1 % populace a již v roce 1959 tento počet přesáhl 90 % veškerých motýlů tohoto druhu (Tutt 1896). Někteří autoři zmiňují i další formu druhu *Biston betularia* tzv. forma *insularia* (Kettlewell 1956, Cook 1999, Mani 1993). Tato forma je typicky zbarvená do šedočerna, jedná se tedy o přechodnou formu mezi ostatními dvěma formami, *carbonaria* a *typica*. Rozdíl ve fitness forem *insularia* a *typica*, resp. *insularia* a *carbonaria* je značný. Forma *insularia* nikdy nedosáhla vysokých četností (Cook 1999).



Zbarvení těla motýlů kontroluje jediný gen. Alela pro černé zbarvení je téměř vždy dominantní, zatímco alela pro světlé zbarvení je recesivní (Kettlewell 1956). To znamená, že pro bílé zbarvení těla je nutné mít 2 alely recesivního genu (homozygot), kdežto pro černé zbarvení je třeba pouze jednoho dominantního genu (heterozygot). Před industriální revolucí byl výskyt „černé“ alely velmi nízký – 0,001% (Kettlewell 1959). Tato alela pravděpodobně vznikla spontánní mutací. U několika druhů můr je přesto třeba několik genů ke vzniku melanické formy (Kettlewell 1959).



Obr. 1: Drsnokřídlec březový, světlá i melanická forma na kůře dubu ve znečištěné oblasti (Kettlewell 1976).

## **2.1. Změna stavu životního prostředí**

Industrializace, která započala ve Velké Británii a šířila se po celém světě, představovala zásadní změnu pro lidstvo a pro životní prostředí. Předpokladem vzniku industrializace byla průmyslová revoluce. Průmyslová revoluce byla hlavní technologickou, sociálně-ekonomickou a kulturní změnou na konci 18. a počátku 19. století. Ekonomika založená na manuální práci byla nahrazena průmyslovou strojní výrobou. Vše začalo mechanizací průmyslu. Expanze obchodu byla umožněna vybudováním kanálů a celkovým zlepšením infrastruktury. Zavedením parních strojů, díky vynálezu Jamese Watta v roce 1760, se mohla rapidně zvýšit výkonnost podniků. Parní energie sloužila především při výrobě textilu a později i v těžkém průmyslu (Hudson 1986). Průmyslová výroba si žádala dostatečné množství nerostných surovin, především uhlí, které bylo a vlastně i je v současné době jedním z hlavních znečišťujících agens ovzduší (Frader 2006). Nemalou roli hrál i vývoj událostí, které průmyslové revoluci předcházely. Ne náhodou průmyslová revoluce začala ve Velké Británii, která vyšla z Napoleonských válek v celku bez úhony. Dalším důvodem bylo i postavení člověka k přírodě. Stále více využíval přírodu jako materiální zdroj pro průmyslovou výrobu.

Stanovit počátek průmyslové revoluce, tedy masového rozšiřování industrializace, není snadné a jednotliví autoři se v jejím časovém zařazení značně rozcházejí. Někteří autoři datují počátek okolo roku 1780 (Hudson 1986), jiní hovoří až o letech 1820 nebo dokonce 1840 (Frader 2006). Industrializace se rozšířila v západní Evropě a severní Americe během 19. století a nakonec ovlivnila většinu světa. Dopad této změny na společnost a životní prostředí byl obrovský.

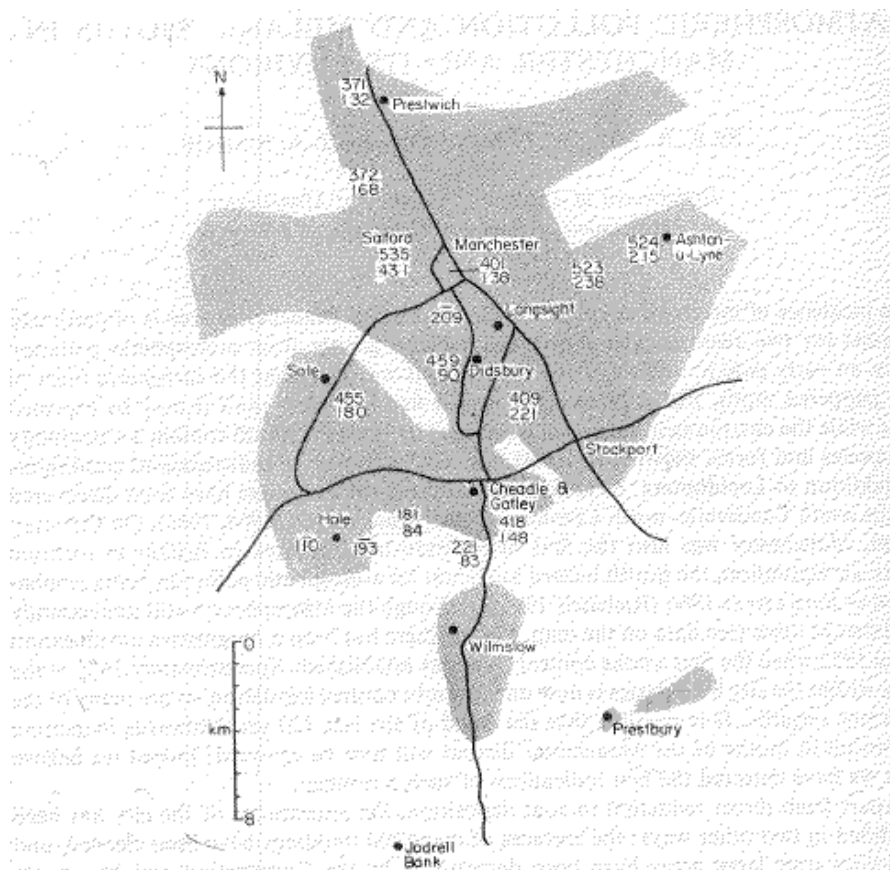
Kvůli industrializaci se velká část Anglie, především v okolí městských aglomerací, pokryla vrstvou spadu z průmyslem znečištěného ovzduší. Nejpostiženějšími oblastmi byla města Manchester, Birmingham, Sheffield, Leeds a Liverpool – velice často nazývaná jako dílny světa. Šlo také o první lokality, kde se pravděpodobně objevil *industriální melanismus* (Askew et al. 1971), známý především u motýlů (*Lepidoptera*). Vedle toho byly mimo jiné nalezeny i melanické formy jiných 3 druhů pavouků a slunéček dvoutečných (*Adalia bipunctata*) (Askew et al. 1971, Creed et al. 1973, Creed 1971).

Na druhé straně je nutné zmínit, že tyto oblasti byly prvním místem na světě, kde byly vytvořeny a přijaty zákony o ochraně ovzduší, převážně z důvodu ochrany zdraví místních obyvatel. Již na přelomu 19. a 20. století se objevovaly vážné respirační nemoci a bylo nutné se před nimi chránit. První legislativa v Anglii, která byla určena přímo na ochranu ovzduší, vznikla již v padesátých letech 20. století. Těžký průmysl byl od šedesátých let výrazně omezován, v zastavěných oblastech se postupně zlepšovalo ovzduší a pozvolna klesala i koncentrace oxidu siřičitého v ovzduší (Cook 1999). U tohoto plynu je nutné zdůraznit, že je schopen se rozšířit

velice daleko od zdroje (Braniš & Hůnová 2009). Oxid siřičitý, resp. kyselá dešť, byly tedy problémem jak měst, tak rurálních oblastí. Jasné výsledky tohoto kroku lze rozpoznat právě ve změnách výskytu *industriálně-melanických* forem organismů. Podle celé řady výzkumů je již od konce sedmdesátých let minulého století patrný poměrně razantní úbytek těchto tmavých forem hmyzu (Askew et al. 1971, Majerus 1998, Cook et al. 1999).

## **2.2. Místa výskytu a početnost melanických forem**

Stromy jsou patrně přirozeným stanovištěm přečkání dne pro většinu můr. Přesto lze některé druhy velkých nočních motýlů nalézt i na zdech domů ve městech. Je také velmi pravděpodobné, že můry si podle svého zbarvení vybírají i barvu povrchu zdi (Askew et al. 1971), stejně jako tomu bylo u můr, které přečkávají den na stromech (Kettlewell 1955). Experiment, který proběhl v letech 1962-1969 právě v městských podmínkách dokazuje, že druhy objevující se běžně v listnatých lesích je možné najít i ve městech na zdech budov. Pomocí rtuťových světél byly primárně odchytávány dva druhy motýlů – drsnokřídlec březový (*Biston betularia*) a zejkovec dvouzubý (*Gonodontis bidentata*). Oba tyto organismy patří do čeledi píďalkovití (*Geometridae*) a vyskytují se u nich melanické formy. Výsledky ukazují, že během pouhých 7 let došlo k malému, nicméně znatelnému poklesu výskytu melanických forem těchto motýlů. Díky výsledkům měření depozice sazí ve městě Manchester (obr. 2) lze vidět přesnou korelaci mezi množstvím sazí a výskytem melanických forem hmyzu (Askew et al. 1971). V silněji znečištěných oblastech se vyskytuje zpravidla větší poměr melanických forem těchto organismů.



Obr. 2: Mapa Manchesteru a okolních měst, tmavé místa jsou zastavěné. Čísla znázorňují množství depozice sazí (horní číslo zobrazuje zima 1962-63, dolní číslo 1966-67 (Askew et al. 1971))

Je třeba zmínit, že výskyt melanických forem u některých dalších druhů nočních motýlů v průběhu experimentu neklesl či dokonce vzrostl. Tyto jevy zatím zůstaly bez vysvětlení (Askew et al. 1971). Nicméně druh *Biston betularia* a jeho barevné formy lze tedy eventuálně používat jako nepřímý bioindikátor životního prostředí.

Velmi zajímavé porovnání lze najít opět v Manchesteru ve výzkumu početnosti můr, který shrnul údaje za několik posledních let (Cook et al. 1999). Lze pozorovat strmý propad melanické formy *Biston betularia*. Na 12 lokalitách, dříve i sledovaných Kettlewellem, bylo možné najít poměrně malé množství jedinců formy *carbonaria*. Poloostrov Wirral, lokalita poblíž Liverpoolu, poskytuje nejucelenější výsledky ze všech sledovaných lokalit. Nejvyšší množství melanických jedinců bylo sledováno v roce 1959. Tento rok můžeme podle teoretických modelů početnosti můr považovat za zlomový (Mani 1990). Přes 93 % můr bylo melanických. V následujících letech lze pozorovat pouze úbytek tmavých můr až na 10 % v roce 1999 (obr. 3). V roce 1978 byla četnost formy *carbonaria* 84 %, což je v porovnání s hodnotami z roku 1999 velmi vysoká hodnota (obr. 4). Graf je vytvořen podle teoretického modelu početnosti můr, který zahrnuje hned několik souvislostí – reálnou migraci, výhodu

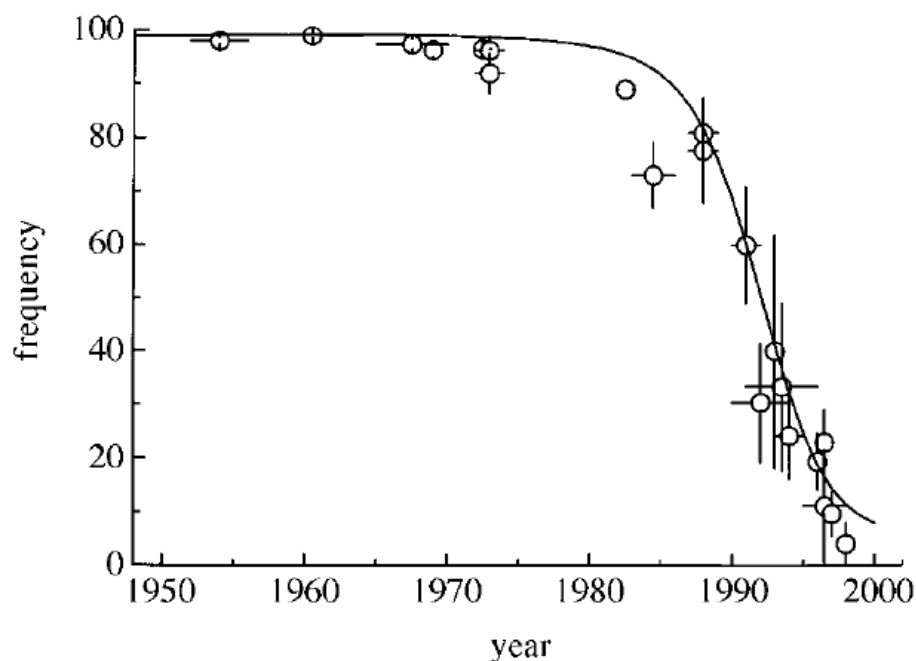
homozygotické formy *carbonaria*<sup>1</sup> a fitness melanické formy pravděpodobně přímo související s koncentrací SO<sub>2</sub> (Cook 1999, Mani 1990). Tak razantní pokles indikuje velice silnou selekci proti tmavé formě druhu *Biston betularia* (Cook 1999). Hmyz je velice mobilní skupinou organismů, a proto melanické formy nedosáhly v industriálních oblastech stoprocentní početnosti. Nejspíš z důvodu stálé migrace jedinců z různých typů prostředí.

Obr.3: Hodnoty početnosti motýlů *Biston betularia* z poloostrova Wirral označují první tři lokality. Ostatní hodnoty jsou z blízkého okolí centra města Manchester (Cook 1999).

location	GR	date	typical	<i>insularia</i>	<i>carbonaria</i>	total	<i>carbonaria</i> frequency (%)	s.e.
Meols	SJ 28	1978	12	2	45	59	76.3	5.5
Eastham	SJ 38	1978	12	3	106	121	87.6	3.0
Thingwall	SJ 28	1978	6	0	37	43	86.0	5.3
Urmston	SJ 79	1998	5	1	1	7	14.3	13.2
Hale	SJ 78	90-4	9	3	6	18	33.3	11.1
		95-8	8	0	1	9	11.1	10.5
Whalley Ra.	SJ 89	1993	3	0	2	5	40.0	21.9
Wilmslow	SJ 88	1996	42	4	11	57	19.3	5.2
		1997	43	4	5	52	9.6	4.1
		1998	24	0	1	25	4.0	3.9
Poynton	SJ 98	83-6	14	0	38	52	73.1	6.1
		87-9	8	0	34	42	81.0	6.1
		90-2	8	0	12	20	60.0	11.0
		93-5	22	0	7	29	24.1	7.9
		96-7	35	2	11	48	22.9	6.1
New Mills	SK 08	87-9	4	0	14	18	77.7	9.8
		91-6	6	0	3	9	33.3	15.7
N. Staffs	SK 06	96-7	9	1	1	11	9.1	8.7

<sup>1</sup> Forma *carbonaria* se vyskytuje v homozygotické i heterozygotické podobě (Majerus 1998).

Obr. 4 :Změna frekvence početnosti jedinců *carbonaria*, forma druhu *Biston betularia* v oblasti Manchester od roku 1950. Vertikální linie u bodů zobrazuje standardní chybu průměru, horizontální osa zobrazuje průběh hodnot v daném roce. Křivka je sestavená podle teoretického modelu (Mani 1990).



Je důležité říci, že předpokládaná selekce proti formě *carbonaria* je výrazně silnější v oblastech, které byly v minulosti více znečištěné (Cook 1999). Koncentrace  $\text{SO}_2$  byla velice dobrým prediktorem početnosti formy *carbonaria* (Majerus 1998). Tyto dvě hodnoty, ač s časovým zpožděním, jsou vzájemně korelované. Oxid siřičitý dokáže za poměrně krátkou dobu pozměnit floru, používanou můrami jako místo pro přečkání dne. Je známo, že lišejníky (*Lichen*) a mechorosty (*Bryophyta*) jsou velice citlivé vůči kyselým dešťům a v znečištěných oblastech velice rychle hynou (Kalina & Váňa 2005). Při regeneraci životního prostředí však nedojde k úplné reverzi a skladba mechorostů i lišejníků se bude od původního stavu lišit (Cook 1999).

### 2.3. Historie výzkumu industriálního melanismu

Jako první nepřímo o industriálním melanismu psal již v roce 1896 anglický vědec J.W.Tutt. Navrhoval tzv. „*differential bird predation hypothesis*“ jako mechanismus přírodní selekce. V tuto dobu fenomén ještě neměl název *industriální melanismus*. Jednoduše popisuje princip *industriálního melanismu* na příkladech různých motýlů a různých predátorů. V 19. století tato teorie ještě nebyla vědci akceptována, protože ornitologové ani entomologové nevěřili, že ptáci mohou lovit můry během dne ze stromů. Prokázat toto experimentálně bylo velmi složité (Wells 1999). Dalším autorem, který se zmiňuje o tématu, byl J.B.S. Haldane v roce 1924. Vypracoval a vypočítal evoluční model, tzv. *General selection model*, který popisuje, jak se mění genofond populace v závislosti na působení přírodního výběru. Tento model předpokládá 2 % výskyt formy *carbonaria* druhu *Biston betularia* v roce 1848 a již v roce 1895 dokonce 95 %, v některých zdrojích i 98 % (Haldane 1924, internet 3). Haldane také předpokládá, že generační výhoda fitness formy *carbonaria* je až 50% oproti formě *typica* (Cook 1999).

Nejznámější experimenty, týkající se této problematiky, provedl v padesátých letech Henry Bernard Davis Kettlewell (1907-1979) britský genetik, entomolog a vystudovaný doktor medicíny (obr. 5). Do historie se zapsal zejména svými světoznámými pokusy, které se týkají industriálního melanismu. Po vystudování medicíny a zoologie na univerzitě v Cambridge se stal na několik let vedoucím nemocnice ve svém rodišti ve městě Howden. V roce 1949 emigroval do Jižní Afriky, kde se stal součástí vědeckého týmu zkoumajícího sarančata a kobylky. Často cestoval do všech koutů Afriky, od Belgického Konga až po Mozambik. Po



Obr. 5: Bernard Kettlewell při výzkumu drsnokřídlece březového (*Biston betularia*)

několika návratech zpět do Anglie se pevně usadil poblíž Oxfordské univerzity a získal prestižní místo vedoucího katedry genetiky na této univerzitě (Majerus 1998). Právě zde začal své pokusy s můrami. Stal se jedním z hlavních pokračovatelů J.W.Tutta, který se jako první zmiňuje o *industriálním melanismu*.

Kettlewell předpokládal, že se v Anglii vyskytuje přes 780 druhů *Macrolepidoptera*, přičemž téměř u 70 % z nich se mohou vyskytovat melanické formy, tedy formy tmavé až černé (Kettlewell 1956). Celkem uskutečnil 3 pokusy – v prvním z nich pozoroval motýly rodu *Biston*



a jejich barvu v závislosti na vybraném podkladu pro přečkání dne. Snažil se dokázat, že forma *carbonaria* pro svůj odpočinek preferuje černý povrch a forma *typica* světlý (Kettlewell 1956). Celý tento pokus proběhl ve velké kleci, kam Kettlewell vypustil 198 jedinců motýla *Biston betularia*, 99 od obou forem, resp. fenotypů. Nakonec musel 80 jedinců z pokusu vyřadit z důvodu nejasného zbarvení. Výsledek neposkytl jasné důkazy o preferenci povrchu podle barvy motýlů rodu *Biston* (obr. 6), správně si vybralo povrch 77 jedinců a nesprávně 41 jedinců (Kettlewell 1955).

Obr. 6: výsledky Kettlewellova prvního pokusu-preference povrchu podle zbarvení můr (Kettlewell 1955).

	black (= <i>carbonaria</i> )	white (= <i>typical</i> )	total
black background	38	20	58
white background	21	39	60
total	59	59	118

Během druhého pokusu sledoval ptačí predaci na můrách rodu *Biston* v přírodě pomocí dalekohledu. Blízko Birminghamu ve znečištěném lese bylo vypuštěno na kmeny a silné větve 630 motýlů *Biston betularia*, melanických i normálních forem a byl sledován jejich postupný úbytek vlivem predace ze strany ptáků. Forma *typica* byla v tomto lese výrazně více lovena oproti formě *carbonaria*. Během noci, kdy tento pokus probíhal, bylo vypuštěno do přírody 447 melanických a 137 normálních motýlů *Biston betularia*. Znovu odchyceno bylo 123 melanických a pouze 18 světle zbarvených můr. To znamená, že melaničtí motýli jsou proti predaci dvakrát odolnější než jejich obvyklé formy (obr. 7)

Obr. 7: výsledky zpětného odchyty můr blízko města Birmingham během pokusu H.B.D. Kettlewella. C=Carbonaria, T=Typica, I=Insularia (Kettlewell 1956).

date	observed				expected		
	<i>C</i>	<i>T</i>	<i>I</i>	total	<i>C</i>	<i>T</i>	<i>I</i>
25. vi.	5	1	2	8	2·5000	3·0000	2·5000
26. vi.	0	0	0	0	0	0	0
27. vi.	0	1	2	3	1·6780	0·5593	0·7627
28. vi.	9	4	2	15	8·8095	5·0000	1·1905
29. vi.	0	0	0	0	0	0	0
30. vi.	17	2	1	20	13·888	5·0980	1·5686
1. vii.	41	6	0	47	37·1053	8·6579	1·2368
2. vii.	30	2	1	33	24·9184	7·0714	1·0102
3. vii.	26	2	0	28	22·9398	5·0602	0
4. vii.	12	0	0	12	10·1772	1·5190	0·3038
	<b>140</b>	<b>18</b>	<b>8</b>	<b>166</b>	<b>121·4615</b>	<b>35·9658</b>	<b>8·5726</b>

Při pokusu lovily 2 druhy hmyzožravých ptáků - pěvuška modrá ( *Prunella modularis* ) a červenka obecná ( *Erithacus rubecula* ). I díky tomuto pokusu bylo možné vyloučit jiné faktory než je predace ptáků pro vznik industriálního melanismu (Kettlewell 1956).

Ve třetím experimentu byly zmíněné můry vypuštěny do velké klece, kde byly loveny sýkorou koňadrou ( *Parus major* ). Díky tomuto jednoduchému pokusu Kettlewell zjistil, že forma *typica* je výrazně více lovena než forma *carbonaria* . Tento pokus byl ještě jednou zopakován v roce 1955, tentokrát na dvou místech – ve neznečištěné oblasti Dorset a blízko města Birmingham. V lokalitě Dean End blízko hrabství Dorset, bez jakéhokoliv znečištění a s velmi častým výskytem lišejníků, byl výskyt formy *carbonaria* nižší než 1%. V této lokalitě bylo vypuštěno stejné množství jak melanických, tak světle zbarvených motýlů *Biston betularia*, ale ve srovnání s odchtem formy *typica* byla opět odebrána jen přibližně polovina melanických motýlů. Ve městě Birmingham tomu bylo přesně naopak. Forma *carbonaria* nebyla tak dobře viditelná pro lovící ptáky. Výsledky zpětného odchyty ukázaly, že forma *typica* byla téměř trojnásobně více lovena než melanická forma (obr. 8).

Obr. 8 :Výsledky zpětného odchytu motýlů *Biston betularia* v rurální oblasti Dean end .  
C=Carbonaria. T=Tvница. I=Insularia (Kettlewell 1956).

date	observed				expected		
	C	T	I	total	C	T	I
13. vi.	6	3	3	12	5.2857	5.4286	1.2857
14. vi.	1	7	2	10	2.9630	6.2963	0.7407
15. vi.	0	1	0	1	0.2353	0.7353	0.0294
16. vi.	8	8	0	16	5.6774	10.3226	0
17. vi.	0	0	0	0	0	0	0
18. vi.	2	8	0	10	3.8182	5.9091	0.2727
19. vi.	1	2	0	3	1.0541	1.9459	0
20. vi.	2	4	0	6	1.7778	4.2222	0
21. vi.	4	4	0	8	4.7324	3.2676	0
22. vi.	—	—	—	—	0	0	0
23. vi.	—	—	—	—	0	0	0
24. vi.	—	—	—	—	0	0	0
25. vi.	2	2	0	4	2.6240	1.3760	0
26. vi.	—	—	—	—	0	0	0
27. vi.	1	5	0	6	3.8734	2.1266	0
28. vi.	0	7	0	7	3.5000	3.5000	0
29. vi.	3	8	0	11	5.3429	5.6571	0
30. vi.	2	1	0	3	2.0571	0.9429	0
4. vii.	0	7	0	7	4.4767	2.5233	0
	32	67	5	104	47.4180	54.2535	2.3285

Tedy výsledek byl podobný jako v předchozím experimentu (Kettlewell 1956), což dokazuje jasný vliv predace na evoluci zbarvení motýlů *Biston betularia*. Samozřejmě ve všech případech se předpokládá stejný vliv migrace obou forem *Biston betularia*. I přesto v těchto pracích Kettlewell nezavrhne jiné teorie – změna barvy v důsledku kontaminované potravy nebo změna barvy z teplotních změn v průběhu vývoje. Kettlewellovy údaje o početnosti formy *carbonaria* více korelují s koncentrací SO<sub>2</sub> než s množstvím kouře ve sledovaných oblastech, a proto lze usuzovat, že hlavním prvotním činitelem industriálního melanismu je SO<sub>2</sub> (Cook 1999).

Kettlewell spolu s Nikolaasem Tinbergenem nafilmovali unikátní dokument *Evolution in Progress* o predaci mūr již v roce 1956 (Rudge 2003). Niko Tinbergen (1907-1988) byl významný nizozemský etolog a ornitolog. Díky svým objevům získal v roce 1973 Nobelovu cenu za výzkum společenského chování živočichů. Tinbergen patřil mezi průkopníky přesného pozorování živočichů ve volné přírodě. Zabýval se hlavně studiem hmyzu (mravkolev, vosy, čmelák) a ptáků (racek). Studoval otázky instinktu a vtištění (imprinting), ritualizace a spouštěcích signálů, a také hierarchického uspořádání živočišných společenství.

V roce 1998 Michael E. N. Majerus pečlivě zopakoval experiment, který provedl Kettlewell v roce 1953. Teorie industriálního melanismu, kterou vyzkoumal Kettlewell před více než 100 lety byla potvrzena – rozdílná ptačí predace formy *typica* a formy *carbonaria* na stanovištích postižených průmyslovým znečištěním má vliv na vývoj industriálního melanismu (Majerus 1998). Nicméně Majerus také zjistil, že některé Kettlewellovy experimenty netestovaly

pravou podstatu industriálního melanismu. Například během zkoumání frekvence predace bílé, resp. černé formy *Biston betularia* Majerus, zjistil, že během pokusu v padesátých letech byly můry umísťovány na kůru kmene stromů, kde přebývají jen zřídka (viz níže). Poznamenává také, že práh vidění ptáků a lidí je odlišný (Majerus 2000). Ptáci mají výrazně posunuté vidění do UV spektra (Cuthill 2000). To by mohlo znamenat, že to, co upoutá pozornost na můře *Biston betularia* jsou kresby v UV spektru. To, co je pro lidské oko skryté, může být pro ptáky velice dobře viditelné. Kromě toho také zůstává otázkou, jak migrace můr z neznečištěných oblastí do znečištěných a naopak může ovlivnit poměry počtů obou forem těchto můr. Přesto základní myšlenky experimentu provedeného v roce 1955 jsou pravdivé (Majerus 1998) – početnost bílých a černých forem *Biston betularia* koreluje se znečištěním prostředí, kde tento druh žije.

#### **2.4. Drsnokřídlec březový (*Biston betularia*, Linnaeus 1758)**

Je také důležité se zmínit o chování a vzhledu motýlů rodu *Biston*. Drsnokřídlec březový je i u nás dost hojný. Patří do čeledi *Geometridae* – píďalkovitě. Létá nejen v nížinách, ale i v podhůří a v horách. K jeho biotopům patří světlé listnaté lesy, vřesoviště, lužní lesy, pobřeží vod, ale také okraje lesů, stromořadí, parky i zahrady. Létá od května do července. Vajíčka jsou kladena obvykle od května do srpna v prasklinách kůry. Housenka se živí převážně v noci, je polyfágní a lze ji najít od června do října (Obenberger 1964). Její potravou jsou listy různých listnatých dřevin jako např. dubu, topolu, vrby, jilmu, břízy, hrušně, trnky, růže, ale žije i na pelyňku, maliníku, tužebníku aj. Podle některých zdrojů je zbarvení housenky také proměnlivé (Kettlewell 1959, Majerus 1998). Může být hnědá, žlutozelená i našedlá. Z více než poloviny tmavě zbarvených housenek se tvoří melanické formy můry. Ze 2 % běžně zbarvených housenek se vyvíjí tmavé formy můr (Kettlewell 1959). Housenka dospívá ještě na podzim a zakuklí se. Kukla přezimuje. Rozpětí předních křídel činí 35–60 mm. Velmi podobný a příbuzný drsnokřídlec lipový (dubinový) (*Biston strataria*) se také vyskytuje v naší krajině a lze najít melanické formy tohoto organismu.

Většina motýlů se uchyluje přes den na větve stromů spíše než na kmen (Majerus 1998). Více než polovina můr přecházela den na větvích stromu, nejčastěji na těch níže rostlých. 37 % motýlů trávilo den na kmeni stromu, obvykle na severní straně kmene a pouze 12 % zůstávalo na malých větvičkách v koruně stromu (Majerus 1998, Mikkola 1984).

Během prvních pokusů v padesátých letech byly můry vypouštěny právě na kůru stromů, což mohlo znamenat určité nepřesnosti ve výsledcích. Velké rozdíly v chování se také objevují mezi v přírodě narozenými motýly a laboratorními motýly rodu *Biston* (Majerus 1998).

Pro potvrzení teorie industriálního melanismu proběhly v roce 2008 pokusy s predací netopýrů na motýlech *Biston betularia*. Potvrdila se předpokládaná myšlenka, že netopýři lovili ve stejné míře obě formy (Majerus 2008). Dalším potvrzením této teorie byl 7 let trvající experiment, při němž se vybralo několik hmyzožravých ptáků a sledovaly se frekvence lovu obou forem *Biston betularia*. I tento pokus potvrdil předpokládané výsledky – ptáci lovili můry podle obtížnosti odhalení přítomnosti motýla na kůře stromu. Protože pokus probíhal v posledním desetiletí, je dobře vidět snižující se počet formy *carbonaria*, nejspíš z důvodu stále se zlepšující kvality ovzduší (Askew 1971, Cook 1999).

*"I conclude that differential bird predation here is a major factor responsible for the decline of carbonaria frequency in Cambridge between 2001 and 2007,"* řekl profesor Majerus.

## **2.5. Kritika a alternativní hypotézy**

Několik alternativních hypotéz bylo navrženo již ve dvacátých a třicátých letech minulého století. Odpůrci přímo nesouhlasili s podáním teorie industriálního melanismu, ale vědci tyto názory nikdy nepovažovali za přesvědčivé. Harrison (1920) přímo nesouhlasil s faktem, že ptáci loví můry. Avšak tvrdil, že polutanty dokáží natolik poškodit zárodek, aby dospělý jedinec změnil barvu. Pravděpodobně tato teorie čerpá částečně z lamarckismu. Lamarckismus je evoluční teorie, podle které organismy pod vlivem prostředí směřují k vytváření stále složitějších a dokonalejších adaptivních forem. Podobný názor měl i Hasebroek (1925), který se snažil laboratorně ovlivnit fyziologii různých motýlů a tímto způsobem vytvořit melanické formy. Kukly 8 druhů motýlů vystavil jedovatým plynům jako sulfan  $H_2S$ , amoniak  $NH_3$  a pyridin  $C_5H_5N$  a očekával změnu zabarvení organismu (Kettlewell 1973). Tento pokus selhal a Hasebroek nepotvrdil své úvahy. Další teorii objasňující nárůst melanických forem můr navrhl opět profesor Harrison v roce 1928. Zvýšený počet melanických forem motýlů objasňoval náhlou mutací genu, která vznikala po kontaktu škodlivin, jako jsou sloučeniny olova a manganu, obsažené ve vzduchu. Teorii přírodního výběru vlivem predace ptáky považoval za nepravděpodobnou. Larvy motýlů se snažil krmit listy, které obsahovaly sloučeniny manganu a olova. Podle jeho výsledků skutečně byli motýli po této stravě melaničtí. Když se tento experiment snažil McKenney o několik let zopakovat, nedospěl ke stejným výsledkům (Fisher 1933). Pravděpodobně šlo o vědecký podvod a Harrison k těmto výsledkům nedospěl (Majerus 1998).

V současné době je příklad *Biston betularia* jako případ evoluční změny velmi často napadán kreacionisty, kteří tvrdí, že zde neexistuje spolehlivý důkaz evoluce druhu. Např. P. E. Johnson (2003) tvrdí, že můry nesesedají na kmeny stromů a je nutné je ke kmeni přilepit, takže celý Kettlewellův pokus (1956) je falešný. Podle dalších stoupenců kreacionismu se jedná pouze o ukaz mikroevoluce, nikoliv speciace nebo evoluce ve větším měřítku. S tímto výrokem souhlasí i většina vědců. Avšak kreacionisté nesouhlasí s tím, že by se v delším časovém horizontu mohlo jednat o evoluci druhu. Často je tento experiment prof. Kettlewella také napadán z důvodu nevhodného provedení. Mrtvé můry byly připevněny ke kůře stromu, což by mohlo způsobit velké nepřesnosti (Coyne 1998). Avšak v tomto případě šlo vždy pouze o fotografii, dokumentující tento pokus, resp. kontrast motýlů na různě kontrastních površích a rozhodně se nejednalo o vědecký podvrh (Majerus 1998). Provedení Kettlewellova experimentu, ač s malými chybami, podle všeho nemění nic na jeho jasném výsledku (Cook 1999). Těchto relativních nedostatků se ujali mnozí novináři ze světových médií. Díky tomu existuje mnoho článků kritizujících celé Kettlewellovo dílo. Novináři považují pokusy za vědecký podvrh a tento jednoduchý případ evoluce jim připadá matoucí. V těchto článcích bylo zjištěno mnoho nepřesností a omylů, které vyvolaly silné ohlasy mezi vědci (Majerus 2009).

Po zveřejnění knihy *Melanism: Evolution in Action* (Majerus 1998) přišla velká kritika celého pokusu. Právě ve chvíli, kdy byla kniha zkreslená v mnoha recenzích, napsala novinářka Judith Hooperová poměrně rozsáhlou knihu *Of Moths and Men* (2002) o pokusech, kterými se zabýval právě Kettlewell a později i Majerus. Tvrdí zde, že Kettlewell spáchal vědecký podvod a jeho pokusy jsou nesmyslné. Převážně se zabývá platností těchto experimentů s můrami a fakty, které s celým pokusem souvisí. Tvrdí, že nevhodně provedená metodika by mohla zásadně změnit veškeré výsledky. Ignoruje a opovrhuje hlavním činitelem vzniku industriálního melanismu – přírodním výběrem a několikrát naznačuje, že Kettlewell a jeho kolegové udělali během tohoto experimentu zásadní chyby. Hooperová tvrdí, že bylo provedeno hned několik metodologických chyb – lepení můr na místa stromů, kde se můry v přírodě vůbec nevyskytují, nepřirozený výběr druhů ptáků, nevyzkoumané rozdíly v chování mezi laboratorními a v přírodě se vyskytujícími motýly, špatné techniky zpětného odchytu můr a chybné statistické metody. Podle Hooperové by některé části tohoto pokusu mohly být zfalšované tak, aby Kettlewell dosáhl potvrzení své teorie. Hooperová nesouhlasí s teorií industriálního melanismu. Autorka považuje alternativní teorie (vliv toxické stravy, vliv meteorologických podmínek) o vzniku *industriálního melanismu* za nesmyslné. Kniha byla velmi dobře recenzována v nevědeckých časopisech, ale velmi tvrdě zkritizována na vědecké scéně. Coyne (2002) tvrdí, že údaje v knize nejsou podloženy žádnými fakty. Hooperová uvádí mnoho různých tvrzení, které nesouvisí

s tématem (Coyne 2002). Kniha také obsahuje mnoho faktických záměn a chyb, např. záměnu druhových názvů (Coyne 2002)<sup>2</sup>.

Všechny kritiky Kettlewellových pokusů se převážně týkají samotného provedení experimentů – výskyt motýlů na kmenech stromů, spekulativní počet motýlů použitých během pokusů. Nejčastěji je pokus napadán právě z důvodu nejasnosti zda-li imaga *Biston betularia* opravdu přečkávají den na kmeni stromu. Přesto lze najít mnoho názorů, které pramení z nedokonalého nastudování samotných pokusů (Majerus 1998).

Během posledních několika let černé můry druhu *Biston betularia* nejsou příliš obvyklé. Pravděpodobně z důvodu přísných nařízení o ochraně ovzduší – Ženevská úmluva o dálkovém znečišťování ovzduší (1979), Helsinský protokol o snížení emisí síry (1985) nebo Sofijský protokol týkající se kontroly emisí dusíku (1988) (Hůnová & Janoušková 2004). Tento vývoj znovu ukazuje adaptivní změnu v populaci těchto můr. Někteří biologové dokonce tvrdí, že v blízké době forma *carbonaria* zcela vymizí (Majerus 1998).

Existuje také americká forma stejného druhu můry nazývaná forma *swettaria*, místo názvu forma *carbonaria*. Jde o fenotypově naprosto shodné formy. Např. v Japonsku se druh *Biston betularia* vyskytuje také, ale ne jeho melanická forma. Pravděpodobně je to proto, že v těchto oblastech neobývá průmyslové oblasti (internet 1).

---

<sup>2</sup>Na závěr recenze udává Coyne, že Hooperová velmi poškodila vědeckou scénu. Podobný názor se vyskytl i v další recenzi na knihu *Of moths and Men*, autorka je velice nadaná spisovatelka, ale bohužel se v textu vyskytuje obrovské množství chyb a nepřesností (Grant 2002). Autor recenze se velice často opírá o historické výzkumy anglických vědců (Tutt, Haldane, Kettlewell), ale zároveň o dnešní výzkumy, které jednoznačně potvrzují vznik industriálního melanismu působením přírodní selekce. Kettlewellovo vysvětlení industriálního melanismu má dnes více důkazů, než za doby výzkumu tohoto jevu a není to, jak píše Hooperová, přesně naopak (Grant 2002).

### **3. Ultrafialové záření v kontextu industriálního melanismu**

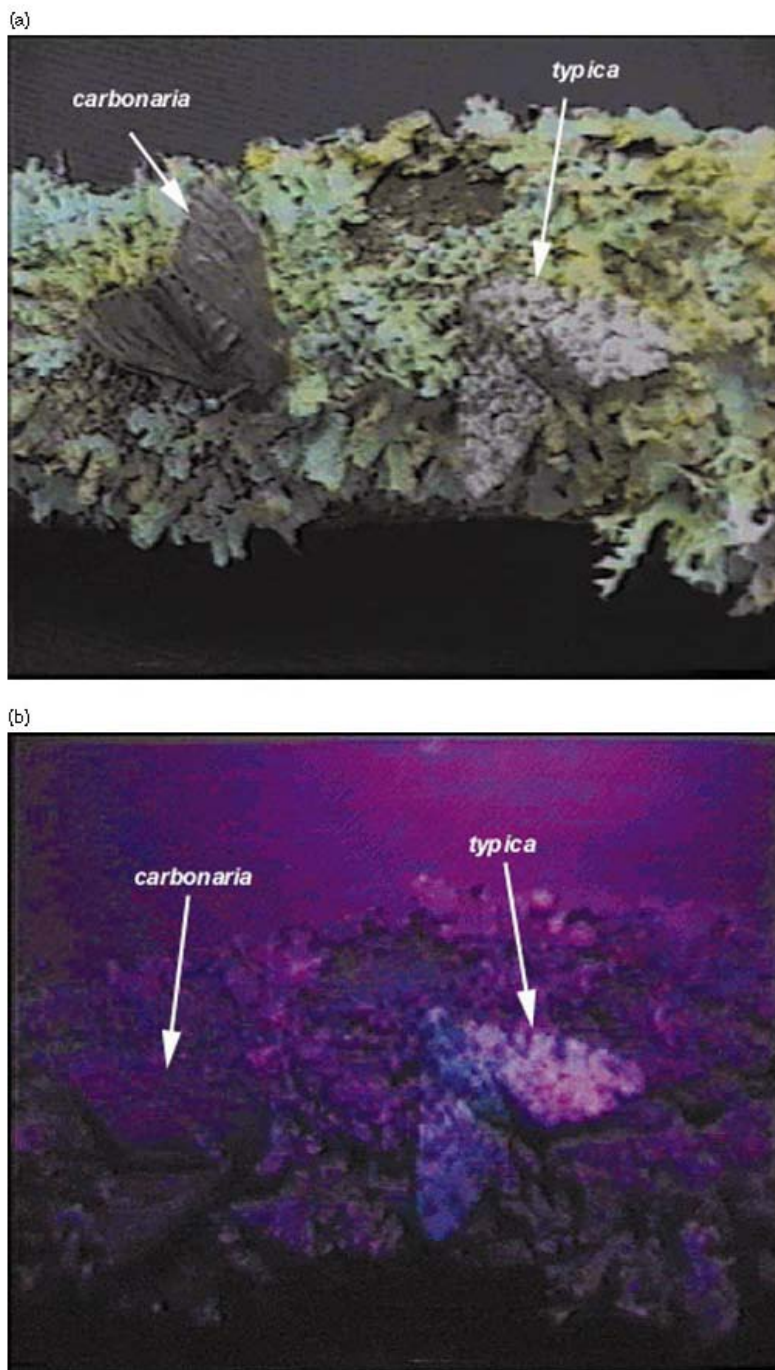
UV záření je elektromagnetické záření o kratších vlnových délkách (400nm-10nm) než má viditelné záření (VIS). V porovnání s viditelným nebo infračerveným spektrem dokáže ultrafialové záření přenést více energie. Přírodním zdrojem UV je slunce. Ultrafialové záření bylo velmi důležitým činitelem během evoluce organismů a i nyní má nezastupitelnou roli pro celou biocenózu (např. syntéza vitamínu D). UV záření lze základně rozdělit podle vlnových délek na UVA (400nm-315nm), UVB (315nm-280nm) a UVC (280nm-100nm). Slunce emituje všechny skupiny UV, ale díky ozonové vrstvě se zastaví 98,7 % radiace UV spektra. Více než 98 % dopadajícího záření na zemský povrch tvoří UVA. Z tohoto důvodu má pro biologické aplikace smysl pracovat jen s vlnovými délkami 400nm-315nm, tedy UVA. Většina běžných materiálů jako např. sklo pohltí většinu energie UVA záření.

Pro člověka je toto spektrum neviditelné. Existují však živočichové, kteří jej zrakově vnímají. Jedná se především o ptáky, plazy a některé skupiny hmyzu. Ptáci mají velice dobře uzpůsobený zrak k vidění v UV spektru. Pravděpodobně se jedná o velmi důležitý činitel, který ovlivňuje chování včetně detekce kořisti (Cuthill & Stevens 2007).

Ultrafialové vzory lze najít na křídlech více než 10 čeledí motýlů (Meyer-Rochow & Eguchi 1983). Mezi nejprozkoumanější čeledi patří běláskovití (*Pieridae*) a modráskovití (*Lycaenidae*). Tmavé barvy, jako černá nebo hnědá, většinou UV záření absorbují. Fialová, modrá, světle červená a zelená velice často reflektují UV záření. Žlutá barva u některých čeledí reflektuje UV záření, ale u jiných jej zcela pohlcuje. U bílé barvy je situace podobná jako u žluté (Meyer-Rochow & Eguchi 1983). Velké rozdíly v těchto vzorech na křídlech v UV spektru se vyskytují mezi dvěma pohlavími stejného druhu. Preference sexuálního partnera je velice pravděpodobná dle vzorů na křídlech v UV (Meyer-Rochow & Jarvilehto 1997). Existují také důkazy, že reflektance UV záření motýlích křídel může mít funkci ve vzájemném rozpoznávání sexuálních partnerů stejného druhu, a právě díky tomuto jevu se snižuje pravděpodobnost hybridizace. Většinou reflektuje UV záření ventrální strana křídla, málokdy dorzální (Meyer-Rochow & Eguchi 1983). Každý druh odráží UV záření v jiné intenzitě a na jiných místech křídla. Závisí také na místu výskytu organismu. Podle výzkumů koreluje zeměpisná šířka s intenzitou reflektance v UV spektru (Meyer-Rochow & Jarvilehto 1997). Bělásek řepkový (*Pieris napi*) vyskytující se za polárním kruhem reflektuje výrazně více UV záření než stejný jedinec o 600 km jižněji. Tento jev by mohl být způsobený ztrátou intenzity UV záření v severních oblastech, kde slunce svítí pod nízkým úhlem. Proto UV signály musí být silnější, tak aby zachovaly svojí funkci. Je tedy zřejmé, že UV vzory na křídlech motýlů hrají důležitou roli v ekologii těchto organismů.



Výzkum reflektance UV záření u melanických druhů představuje poměrně neprozkoumané téma. Ve viditelném záření lze světlou formu motýla *Biston betularia* na lupenitých (foliózních) lišejnících velmi špatně rozpoznat. Tmavá forma těchto motýlů je na lišejnících velice snadno vidět. Pod UV zářením je situace odlišná (obr. 9). Lišejníky dokonale absorbují UV záření, stejně jako melanický motýl. Světlá forma *typica* silně reflektuje UV a je tedy dobře viditelná (Majerus 2000).

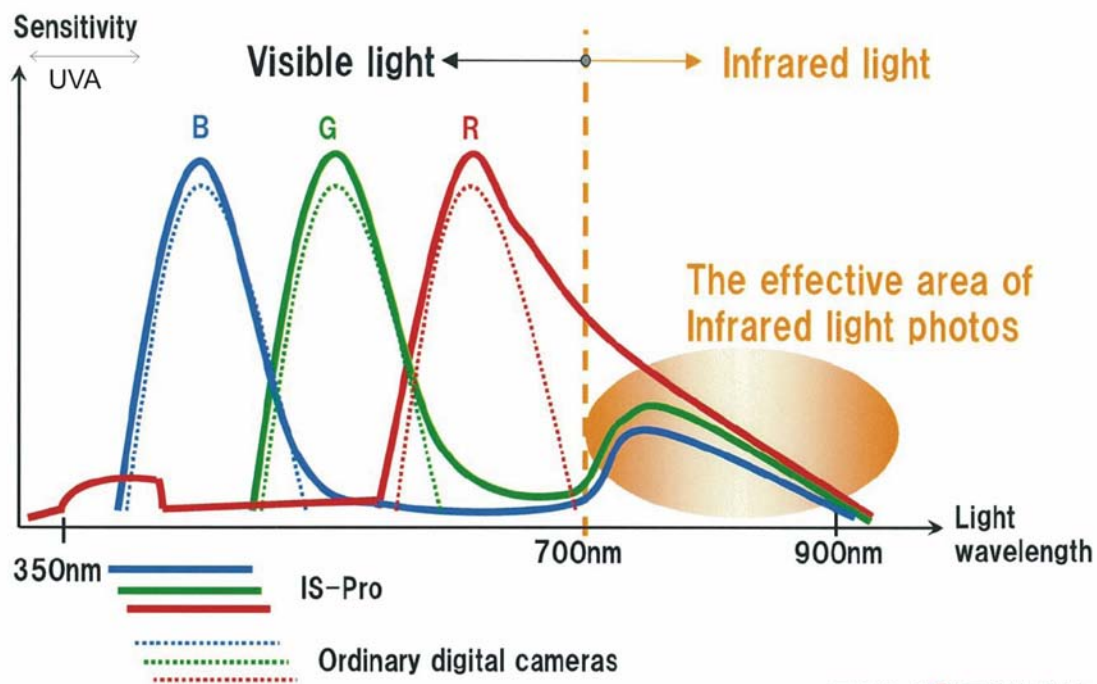


Obr. 9: Dvě formy motýla *Biston betularia* na lišejníku *Hypogymnia*. (a) Pod viditelným světlem. (b) pod UV světlem (Majerus 2000).

### 3.1. Metodika fotografování v UV spektru

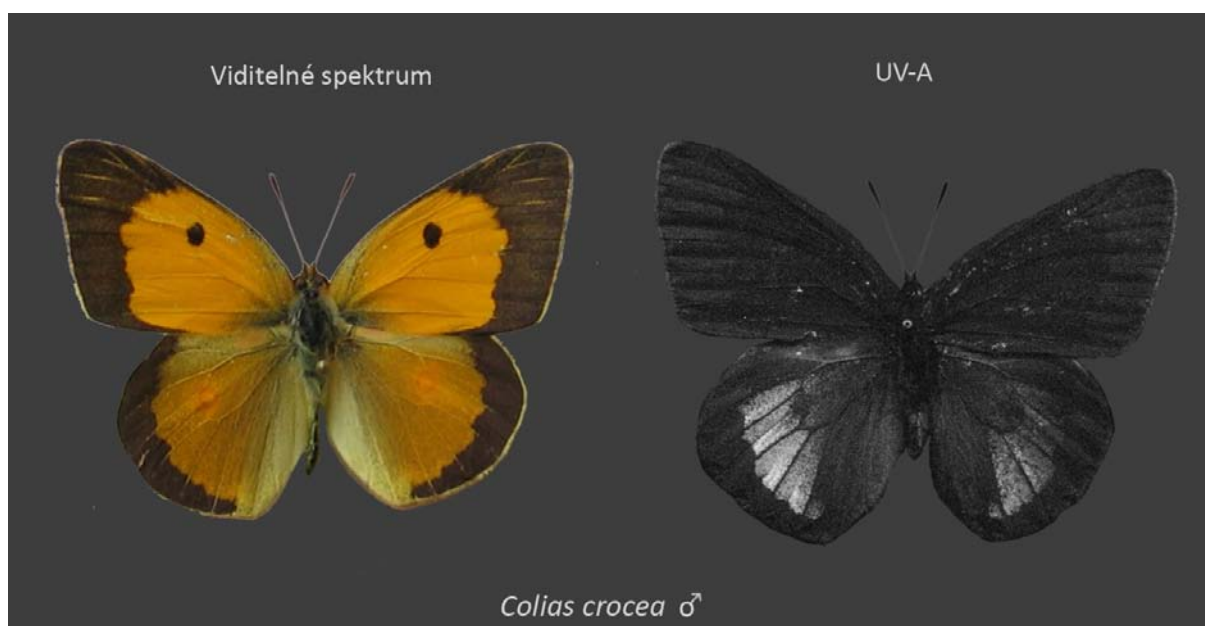
Nástup digitální fotografie znamenal pro běžnou fotografii velké zjednodušení, bohužel tomu tak nebylo u fotografie v UV spektru. V minulosti stačilo pouze vybrat správný film, který byl vyroben pro fotografování v UV – zvýšením koncentrace sloučenin, které zvyšují citlivost na ultrafialové záření a naopak snižují senzitivitu na záření ve viditelném a infračerveném záření. Dnešní konvenční fotoaparáty záměrně snižují citlivost na UV z důvodu rozptýlu nebo běžné neostrosti obrazu, právě díky přítomnosti ultrafialového záření běžně v denním světle. Tento problém je vyřešen sérií filtrů, které se vkládají před samotný čip (CMOS, CCD). Z tohoto důvodu je nutné používat pro snímání obrazu v UV speciální fotoaparát FujiFilm IS Pro (obr. 10), jež je senzitivní v oblasti od 330nm-900nm (běžné fotoaparáty 400nm-650nm). Další nutné vybavení jsou filtry – B+W 403 a B+W BG 53. Černý filtr B+W 403 je filtr zamezující vstupu VIS, tj. od 400nm – 700nm. Problém je ale v tom, že propouští IR záření, které je v denním i umělém světle mnohem intenzivnější než UV část světelného spektra. Tento problém řeší filtr B+W BG 38, jenž odfiltrovává záření 700nm a více. Kombinací těchto dvou filtrů docílíme snímání záření jen o vlnových délkách kratších než 400nm.

Obr. 10: Citlivost fotoaparátu Fuji IS Pro pro různé vlnové délky.



Dále je nutné vyřešit úskalí týkající se optiky. Dnešní optické členy používané u moderních fotoaparátů jsou většinou potaženy tenkou antireflexní vrstvou minerálů (tzv. coated lens). Ty zabráňují vzniku reflexe v objektivu a také zamezují vstupu UV záření. Vhodné optické soustavy jsou jednoduché objektivy vyrobené před rokem 1945 (většinou tzv. uncoated lens). Nejvhodnější objektivy na snímání v UV spektru jsou křemenné – jedná se o speciální optiku vyrobenou za účelem co největší spektrální propustnosti (např. UV-VIS-IR 60mm 1:4 Apo

Macro(4),UV coastopt. 105mm f/4,5). Přestože je v denním světle průměrně 4 % UV záření (většinou UV-A) je toto množství minimální oproti záření VIS a IR. Z tohoto důvodu je nutné mít zdroj ultrafialového záření. Jedná se např. o UVP MRL-58 multiple-Ray-Lamp (8-watt, 230V-50Hz, 0,16A) s používanou rtuťovou zářivkou 8w F8T5 longwawe 365nm nebo také 8w F8T5BLB 352 nm. Při práci s těmito lampami je nutné vhodně nastavit úhel dopadu světla na fotografovaný objekt. Další možností, obzvláště vhodnou pro terénní použití, je speciální UV/IR blesk, který lze připevnit k fotoaparátu jako běžný fotografický blesk. Vhodným doplňkem pro přesnou kalibraci barev je Kodak kalibrační tabulka.



Obr. 11: Vlevo žluťásek čilimníkový (*Colias Crocea*) ve viditelném spektru, vpravo v UV-A spektru.

#### **4.1. Diskuze a Závěr**

Industriální melanismus se objevuje již od konce 19. století. Jedná se o částečné nebo úplné ztmavnutí motýla vlivem odlišné selekce v přirozeně proměnlivé populaci, mechanismem mutace a následné selekce; často ve spojitosti s narušením tvorby pigmentů. K tomuto dochází vlivem znečištěného prostředí, převážně znečištěním ovzduší  $\text{SO}_2$ , sazí, aerosolem a jinými částicemi. Tento jev byl studován zejména na motýlech druhu *Biston betularia*. Tento motýl má z důvodu maskování na světlé kůře stromů, popřípadě lišejníků na stromech, původně světlé zbarvení. Během 19. století lišejníky odumíraly a kůra stromů z důvodu sazí ztmavla. A v tuto dobu se začaly vyskytovat 2 různé formy *Biston betularia* – forma *typica* a forma *carbonaria*. *Carbonaria* je tmavá melanická forma objevující se převážně ve znečištěných oblastech, kde snadno odolává predaci hmyzožravých ptáků a *typica* jako světlá forma, vyskytující se převážně v relativně čistých a nedotčených oblastech. Během první poloviny 20. století byla forma *typica* téměř úplně vytlačena. Během několika posledních let, kdy dochází ke zlepšování environmentálních standardů, se opět ve zvýšené početnosti objevuje forma *typica*. Industriální melanismus je velmi zajímavé téma i pro evoluční biologie, protože se jedná o velmi jednoduchý příklad fenotypové adaptace (melanismu) z důvodu znečištění ovzduší. Můžeme také říci, že se jedná o snadno pochopitelný příklad přírodního výběru.

Touto prací charakterizují teorii industriálního melanismu, která vznikla již v padesátých letech minulého století. Zároveň shrnuji různé názory týkající se tohoto fenoménu za dobu, kdy byl studován. Další část práce se týká reflektance a vidění organismů v UV spektru. Bohužel na toto téma je prozatím vypracováno poměrně málo prací, a proto jsou informace nedostačující.

Během práce jsem objevil spoustu možných směrů vhodných k budoucímu studiu. Obzvláště zajímavým tématem by mohlo být studium industriálního melanismu v souvislosti UV záření, resp. reflektance. Bohužel není přesně a do detailu prostudována schopnost vidění predátorů hmyzu (hmyzožraví ptáci, lovcí hmyz) v UV spektru, což by mohlo významně ulehčit další práci. Také není jasné, zda-li je signál reflektance v ultrafialovém spektru silnější než ve viditelném spektru. A proto se nabízí otázka, zda by silná reflektance v UV mohla eventuálně znamenat nevýhodu pro organismus z důvodu snazší viditelnosti pro predátory?

Dalším tématem by mohlo být studium melanických i nemelanických zástupců hmyzu ve znečištěném prostředí. S tím souvisí, že se jen některé druhy vyskytují v melanických formách a jen vybrané povrchy určitých zástupců hmyzu reflektují v UV spektru. Je možné, že částice prachu a sazí usazující se ve znečištěných oblastech např. na křídlech motýlů by mohly

způsobovat ztrátu reflektance v UV spektru? Viděli by predátoři tyto znečištěné organismy obtížněji než v neznečištěném prostředí?

Jiným projektem by mohlo být zmapování reflektance u co největšího počtu organismů, zvláště u těch, u kterých by reflektance mohla mít nějaký důvod a funkci. A díky těmto datům vytvořit databázi různých organismů, reflektujících nebo nereflektujících UV záření. Tato databáze by byla použitelná pro další výzkumy.

## **5. Literatura**

- ASKEW, R.R. et al. ATMOSPHERIC POLLUTION AND MELANIC MOTHS IN MANCHESTER AND ITS ENVIRONS. *The Journal of applied ecology*. 1971, 8, 1, s. 247.
- BRAKEFIELD, P.M. A DECLINE OF MELANISM IN THE PEPPERED MOTH BISTON-BETULARIA IN THE NETHERLANDS. *Biological journal of the Linnean Society*. 1990, 39, 4, s. 327-334.
- BRAKEFIELD, P.M.; LIEBERT, T.G. Evolutionary dynamics of declining melanism in the peppered moth in The Netherlands. *Proceedings - Royal Society. Biological sciences*. 2000, 267, 1456, s. 1953-1957.
- BRANIŠ, M. ; HŮNOVÁ, I. . *Atmosféra a klima. Aktuální otázky ochrany ovzduší*. 1.vydání. Praha : Karolinum, 2009. 352 s. ISBN 978-80-246-1598-1.
- COOK, L.M. et al. Melanic morph frequency in the peppered moth in the Manchester area. *Proceedings - Royal Society. Biological sciences*. 1999, 266, 1416, s. 293-297.
- COOK, L.M. Changing views on melanic moths. *Biological journal of the Linnean Society*. 2000, 69, 3, s. 431-441.
- COYNE, J.A. Of moths and men : Intrigue, tragedy and the peppered moth. *Nature*. 2002, 418, 6893, s. 19-20.
- CREED, E.R. INDUSTRIAL MELANISM IN 2-SPOT LADYBIRD AND SMOKE ABATEMENT. *Evolution*. 1971, 25, 2, s. 290.
- CUTHILL, I.C. et al. Ultraviolet vision in birds. *ADVANCES IN THE STUDY OF BEHAVIOR, VOL. 29*. 2000, 29, 1, s. 159-214.
- FISHER, R.A. On the Evidence Against the Chemical Induction of Melanism in Lepidoptera. *Containing Papers of a Biological Character*. 1933, 778, s. 407-416.
- FRADER, L. R. *The industrial revolution : a History in documents*. 1.vydání. UK : Oxford University Press, Inc., 2006. 161 s. ISBN 978-0-19-512817-8.
- GRANT, B.S. Of moths and men - The untold story of science and the peppered moth. *Science*. 2002, 297, 5583, s. 940-941.
- HALDANE, J.B.S. A mathematical theory of natural and artificial selection. *Trans. Cambridge philos. Soc.*. 1924, 23, s. 19-41.
- HOOVER, J. *Of Moths and Men : Intrigue, tragedy and peppered moth*. 1.vydání. UK : Norton, 2002. 372 s. ISBN 0393051218.
- HUDSON, P. . *THE GENESIS OF INDUSTRIAL CAPITAL*. 1.vydání. UK : Cambridge University Press, 1986. 362 s. ISBN 0521256712.

- HŮNOVÁ, I.; JANOUŠKOVÁ, S. *Úvod do problematiky znečištění venkovního ovzduší*. 1.vydání. Praha : Karolinum, 2004. 144 s. ISBN 80-246-0796-4.
- KALINA, T.; VÁŇA, J. . *Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii*. 1.vydání. Praha : Karolinum, 2005. 606 s. ISBN 80-246-1036-1.
- KETTLEWELL, Bernard. *The evolution of melanism : The study of a recurring necessity*. 1.vydání. Oxford : Oxford University Press, Inc., 1973. 423 s.
- KETTLEWELL, H.B.D. A RESUME OF INVESTIGATIONS ON THE EVOLUTION OF MELANISM IN THE LEPIDOPTERA. *Proceedings - Royal Society. Biological sciences*. 1956, 145, 920, s. 297-303.
- KETTLEWELL, H.B.D. NEW ASPECTS OF THE GENETIC CONTROL OF INDUSTRIAL MELANISM IN THE LEPIDOPTERA. *Nature*. 1959, 183, 4666, s. 918-921.
- KETTLEWELL, H.B.D. RECOGNITION OF APPROPRIATE BACKGROUNDS BY THE PALE AND BLACK PHASES OF LEPIDOPTERA. *Nature*. 1955, 175, 4465, s. 943-944.
- LEES, D.R. et al. ATMOSPHERIC POLLUTION AND INDUSTRIAL MELANISM. *Heredity*. 1973, 30, APR, s. 227-232.
- MAJERUS, M.E.N. A bird's eye view of pepperd moth. *Journal of evolutionary biology*. 2000, 13, 2, s. 155-159.
- MAJERUS, M.E.N. Industrial Melanism in the Peppered Moth, *Biston betularia*: An Excellent Teaching Example of Darwinian Evolution in Action. *Evo Edu Outreach*. 2009, 2., s. 63-74.
- MAJERUS, M.E.N. *Melanism: Evolution in Action*. 1.vydání. UK : Oxford University Press, Inc., 1998. 342 s. ISBN 0-19-854982-2.
- MAJERUS, M.E.N. Non-morph specific predation of peppered moths (*Biston betularia*) by bats. *Ecological entomology*. 2008, 33, 5, s. 679-683. ISSN 0307-6946.
- MANI, G.S. THEORETICAL-MODELS OF MELANISM IN BISTON-BETULARIA - A REVIEW. *Biological journal of the Linnean Society*. 1990, 39, 4, s. 355-371.
- MANI, G.S.; MAJERUS, M.E.N. PEPPERED MOTH REVISITED - ANALYSIS OF RECENT DECREASES IN MELANIC FREQUENCY AND PREDICTIONS FOR THE FUTURE. *Biological journal of the Linnean Society*. 1993, 48, 2, s. 157-165.
- MEYER-ROCHOW, V.B.; EGUCHI, E. Study of UV-and Other Colour Patterns in Lepidoptera. *The Zoological society of Japan*. 1983, 56, 2, s. 85-99.

- MEYER-ROCHOW, V.B.; EGUCHI, E. Ultraviolet photography of Forty-three Species of Lepidoptera Representing Ten Families. *The zoological society of japan*. 1983, 56, 1, s. 10-18.
- MEYER-ROCHOW, V.B.; JARVILEHTO, M. Ultraviolet Colours in *Pieris napi* from northern and southern Finland: Arctic females are Brightest. *Naturwissenschaften*. 1997, 84, s. 165-168.
- MIKKOLA, K. ON THE SELECTIVE FORCES ACTING IN THE INDUSTRIAL MELANISM OF BISTON AND OLIGIA MOTHS (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE AND NOCTUIDAE). *Biological journal of the Linnean Society*. 1984, 21, 4, s. 409-421.
- OBENBERGER, J. *Entomologie V : systematická část 4*. 1.vydání. Praha : Československá akademie věd, 1964. 775 s.
- RUDGE, D.W. The Role of Photographs and Films in Kettlewell's Popularizations of the Phenomen of Industrial Melanism. *Science & education*. 2003, 12, s. 261-287.
- STEVENS, M.; CUTHILL, I.C. Hidden messages : Are ultraviolet signals a special channel in avian communication?. *Bioscience*. 2007, 57, 6, s. 501-507.
- TUTT J.W. 1896. British Moths. London: George Routledge
- WELLS, Jonathan. Second thoughts about peppered moths. *Scientist, The* [online]. 1999, 13, 11, [cit. 2010-05-09]. s. 13. Dostupný z WWW: <[http://www.arn.org/docs/wells/jw\\_pepmoth.htm](http://www.arn.org/docs/wells/jw_pepmoth.htm)>.

#### Internetové zdroje

- Internet 1 : *Global change* [online]. 2002 [cit. 2010-05-02]. Natural selection: The case of peppered moth. Dostupné z WWW: <[http://web.archive.org/web/19960101-re\\_/http://www.globalchange.umich.edu/globalchange1/current/labs/peppered\\_moth/peppere\\_dmoth.html](http://web.archive.org/web/19960101-re_/http://www.globalchange.umich.edu/globalchange1/current/labs/peppered_moth/peppere_dmoth.html)>.
- Internet 2 : Peppered moth evolution In *Wikipedia : the free encyclopedia* [online]. St. Petersburg (Florida) : Wikipedia Foundation, 1.5.2004, 27.4.2010 [cit. 2010-05-02]. Dostupné z WWW: <[http://en.wikipedia.org/wiki/Peppered\\_moth\\_evolution](http://en.wikipedia.org/wiki/Peppered_moth_evolution)>.
- Internet 3 : *Miller and levine* [online]. 1999 [cit. 2010-05-02]. The pepperf moth - an update. Dostupné z WWW: <<http://www.millerandlevine.com/km/evol/Moths/moths.html>>.